

УДК 593.12  
© 1994

## ТАКСОНОМИЯ BLASTOCYSTIS

Л. М. Белова, М. В. Крылов

Исследования выполнены на *Blastocystis galli* Belova, Kostenko, 1990. Наличие гликокаликса, плазматической мембраны, амебoidной или плазмодидальной организации клетки, псевдоподий лобоподидального типа, трубчатых крист в митохондриях, собранных в стопку цистерн аппарата Гольджи, указывают на принадлежность *Blastocystis galli* к царству Protista, типу Rhizopoda, классу Lobosea, подклассу Гуппамоебия. Предлагается повысить ранг подотряда Blastocystina Zierdt, 1988 до ранга отряда.

Несмотря на то что *Blastocystis* известен уже более 100 лет, дискуссия о природе этих организмов продолжается до последнего времени.

Первые рисунки, на которых, несомненно, изображен *Blastocystis*, принадлежат Канингхему (Cunningham, 1881). Можно думать, что бластоцист видели задолго до Канингхема. Об очень похожих организмах в 1849 г. упоминает в своей рукописной работе Леш (Loech). Бриттан (Brittan, 1849, по: Bach, Keifer, 1923) описал бластоцисты под названием «аннулярные тельца». Канингхем назвал обнаруженных им паразитов «зооспорами». Он предполагал, что в кишечнике «зооспоры» развиваются, как амёбы, и во внешней среде формируют жгутики, как трихомонады. Гипотеза Канингхема повлияла на развитие последующих представлений о природе бластоцист, и в более поздних работах (Bensen, 1909; Ucke, 1908) бластоцист часто описывали как одну из стадий развития трихомонад. В работах Боне и Провачека (Bohne, Prowazek, 1908; Prowazek, 1911, 1912) на рисунках изображены типичные бластоцисты, которые определены как цисты *Trichomonas intestinalis*. Сомнение о принадлежности бластоцист к трихомонадам высказал Добель (Dobell, 1908), а позднее Веньон (Wenyon, 1910). В 1910 г. появляется исследование Алексеева (Alexeieff) по так называемым «цистам трихомонад», выполненное в основном на паразитах из тритонов: *Triturus cristatus* (гребенчатый тритон) и *T. marmoratus* (мраморный тритон). Первоначально Алексеев был склонен считать «цистоподобные образования» стадиями развития *Entamoeba ranarum*, но затем изменил свою точку зрения и решил, что так называемые «цисты трихомонад» относятся к грибам, и дал этим организмам название *Blastocystis enterocola* Alexeieff, 1910. Брумпт (Brummp, 1912) описал *B. hominis* из человека и под влиянием работ Алексеева также отнес этот вид к грибам. С грибами бластоцист сближали в то время многие исследователи (Aragao, 1922; Knowles, Das Gupta, 1924). Впервые бластоцисты были достаточно обоснованно определены как Protozoa Циердтом с соавторами (Zierdt e. a., 1967). Первоначально Циердт (Zierdt, 1978) поместил бластоцист в тип Sporozoa в ранге подотряда, позже (Zierdt, 1988) — в тип Sarcodina. Сравнительный анализ рибосомальной РНК, выполненный на 23 родах эукариот показал, что вид *Blastocystis hominis* не монофилитичен ни с *Saccharomyces*, ни с саркодовыми, ни со споровиками (Johnson e. a., 1989). Джонсону с соавторами не удалось выявить для *B. hominis* ясных взаимоотношений с этими группами организмов.

Борехем и Стензель (Boreham, Stenzel, 1993) предположительно считают, что *Blastocystis* либо новая группа организмов, либо близкая к жгутиковым амё-

бам типа *Naegleria*. Джанг и Хи (Jiang, He, 1993) предлагают выделить *Blastocystis* в отдельный подтип *Blastocysta*, включающий класс *Blastocystea*, отряд *Blastocystida*.

Наши исследования природы бластоцист выполнены на *Blastocystis galli* (рис. 1, 2; см. вкл.), выделенном из кур (Белова, Костенко, 1990). Особенности морфофункциональной организации *B. galli* послужили основанием для определения места бластоцист в системе. Рассмотрим полученные данные подробно. Исследования в электронном микроскопе выявили наличие у всех стадий бластоцист, развивающихся в кишечнике и культуре, хорошо выраженного гликокаликса (рис. 3, 4; см. вкл.). Под гликокаликсом расположена типичная плазматическая мембрана или, как еще ее называют в специальной литературе, наружная мембрана. На плазматической мембране имеются «карманы», представляющие собой небольшие конические углубления с электронноплотными краями (рис. 4, 1). В цитоплазме содержится большое число рибосом и мелких вакуолей. Часто вакуоли с наружной стороны окружены рибосомами. Митохондрии с электронноплотным матриксом содержат кристы трубчатого типа (рис. 3, 4). Митохондрии располагаются либо поодаль от ядра (рис. 3, 1), либо на разных полюсах рядом с ядром (рис. 4, 1). Диктиосомы аппарата Гольджи, представленные несколькими цистернами, собранными в стопку (рис. 3, 2), располагаются рядом с ядром на разных полюсах (рис. 3, 3). Ядро окружено двумя мембранами, содержит глыбки хроматина, расположенные на периферии ядра (рис. 4, 1), между оболочкой и электронноплотной частью ядра имеется электронно-прозрачное пространство (рис. 4, 1). Ядро содержит ядрышко (рис. 4, 2). Центральная вакуоль занимает большую часть клетки. Она разделена мембраной на отдельные участки разной величины. Между отдельными компартментами центральной вакуоли часто содержится небольшое количество цитоплазмы с включенными в нее митохондриями и рибосомами (рис. 3, 1). При размножении в центральной вакуоли формируется большое число (до нескольких десятков) особей. В таких клетках цитоплазма располагается в виде тонкого слоя между плазматической мембраной и мембраной центральной вакуоли.

Сравнение некоторых морфофункциональных особенностей *Blastocystis galli* (см. таблицу) показывает, что *B. galli* имеет ряд принципиальных отличий от грибов, не позволяющих включить его в тип *Fungi*. План строения клетки *B. galli* похож на таковой представителей типа *Protista*. *B. galli* — гетеротрофный, одноклеточный, гомотрихный организм, формирующий лобоподии. Эти признаки сближают *B. galli* в пределах царства *Protista* с *Rhizopoda*. Наличие у *B. galli* псевдоподий лобозного типа, отсутствие жгутиковых стадий, трубчатые кристы в митохондриях и скопление цистерн аппарата Гольджи указывают на принадлежность *B. galli* к классу *Lobosea*, а в пределах этого класса — к подклассу *Gymnamoebia*.

Наши данные, полученные на *B. galli*, подтверждают взгляды Циердта (Zierdt, 1978) на природу бластоцист и заставляют повысить ранг *Blastocystina* до отряда. Приводим уточненный диагноз отряда *Blastocystida* и его положение в современной макросистеме эукариот, предложенной Корлиссом (Corliss, 1984), и в системе типа *Rhizopoda*, разработанной Пейджем (Page, 1987).

### Царство *Protista* Haeckel, 1866

**Д и а г н о з.** Эукариоты, имеющие не более чем один тип ткани; преобладают одноклеточные формы микроскопических размеров; имеют синцитиальные, плазмодиальные, многоядерные и колониальные стадии, не формирующие сосудистые организмы и организмы с различными типами тканей; подвижные виды (часто двухжгутиковые или мультитресничные, или с псевдоподиями) преобладают над неподвижными видами; имеются все способы питания —

Сравнительная характеристика бластоцист и грибов  
Comparative characteristics of Blastocystis and Fungi

<i>Blastocystis galli</i>	Fungi
Амебодная или плазмодиальная организация клеток	Мицелиальная организация вегетативных клеток
Стенка клетки представлена плазматической мембраной или плазмолеммой	У большинства стенка клетки содержит хитин или целлюлозу, или маннаны
Митохондриальные кристы трубчатого типа	Митохондриальные кристы сплющенного типа или тарелкообразные
Цистерны аппарата Гольджи формируют стопки	Цистерны аппарата Гольджи не формируют стопок
Есть псевдоподии	Нет псевдоподий
Анаэроб	Большинство грибов — аэробы, к анаэробному обмену переходят лишь в порядке вторичного приспособления

фототрофия (используются различные хлорофиллы) и гетеротрофия (фаготрофия, пиноцитоз, осмотрофия); митохондриальные кристы трубчатые, пластинчатые, сплющенные и дискоидальные; в биосинтезе лизина используются аминокислоты; в биосинтезе лизина используются аминокислоты; мейоз гаметиический, зиготический или спорный.

Около 120 000 видов.

### Тип RHIZOPODA von Siebold, 1845

**Д и а г н о з.** Гетеротрофные одноклеточные или плазмодиальные эукариоты с лобоподиями, филоподиями или ретикулоподиями, или с амебодным движением без разделительных псевдоподий; нет аксоподий; жгутики, если присутствуют, обычно ограничены развивающимися или другими временно существующими стадиями, имеется несколько исключений для жгутиковых видов, близких к амебодным видам; голые или с наружными раковинками, или скелетными элементами; гомотрофные, за исключением некоторых фораминиферов; половой процесс известен не у всех групп.

### Класс LOBOSEA Carpenter, 1861

**Д и а г н о з.** Псевдоподии лобозного типа, более или менее филоподиального типа, но формирующиеся из широких гиалиновых лобоподий; жгутиковые стадии неизвестны; обычно одноядерные, реже двухъядерные, иногда многоядерные, еще реже плазмодиальные; митозы различных типов; нет плодовых тел; митохондриальные кристы трубчатого типа (митохондрии отсутствуют у облигатно паразитических форм); комплекс Гольджи организован в скопление уплощенных мешочков.

### Подкласс GYMNAMEBIA Haeckel, 1862

**Д и а г н о з.** Не имеют раковинки.

### Отряд BLASTOCYSTIDA Zierdt, 1988 emend. Belova, 1992

**Д и а г н о з.** Организмы овальной, эллипсоидной, реже амебодной формы; центрально обычно располагается электронно-прозрачная центральная вакуоль, в

ряде случаев разделенная цитоплазматическими мембранами на отдельные компартменты; много митохондрий, содержащих кристы трубчатого типа; анаэробы; гликокаликс структурированный, хорошо выражен; не обнаружено органелл, похожих на центриоли; цистерны аппарата Гольджи собраны в стопку; жгутики отсутствуют.

#### Список литературы

- Белова Л. М., Костенко Л. А. *Blastocystis galli* sp. n. (Protista: Rhizopoda) из кишечника домашних кур // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 2. С. 164—168.
- Alexeieff A. Sur la nature formation dites «Kustes de Trichomonas intestinalis» // Comp. Rend. Soc. Biol. 1910. T. 71. P. 296—298.
- Aragao H. Etudes sur les Blastocystis // Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 1922. T. 15, fas. 1. P. 143—151.
- Bach F. W. Kiefer K. H. Untersuchungen über Blastocystis // Zbl. Bacteriol. Abt. 1 Orig. A. 1923. Bd 89. S. 72—98.
- Bensen W. Untersuchungen über Trichomonas intestinalis und vaginalis des Menschen // Arch. Protistenkd. 1909. Bd 18. S. 115.
- Bohne A., Prowazek S., von. Zur Frage der Flagelatendysenterie // Arch. Protistenkd. 1908. Bd 12. S. 1.
- Boreham P. F. L., Stenzel D. J. Blastocystis in humans and animals: morphology, biology, and epizootiology // Advances Parasitol., 1993. Vol. 32. P. 1—70.
- Brumpt E. Blastocystis hominis n. sp. et formes foissines // Bull. Soc. Pathol. Exot. 1912. T. 5. P. 725—730.
- Cunningham D. D. On the development of certain microscopic organisms occurring in the intestinal canal // Quart. J. Mic. Sci., 1881. Vol. 21. P. 234.
- Corliss J. O. The Kingdom Protista and its 45 phyla // Biosystems, 1984. Vol. 17. P. 87—126.
- Dobell C. Some remarks upon the «autogamy» of Bodo lacertae (Grassi) // Biol. Centralbi. 1908. Bd. 28. S. 548.
- Jiang J. H., He J. G. Taxonomic status of Blastocystis hominis // Parasitol. Today. 1993. Vol. 9. P. 2—3.
- Johnson A. M., Thanau A., Boreham P. F. L., Baverstock P. R. Blastocystis hominis: phylogenetic affinities determined by rRNA sequence comparison // Exper. Parasitol. 1989. Vol. 68. P. 283—288.
- Knowles R., Das Gupta B. M. On the nature of Blastocystis hominis // Indian J. M. Res. 1924. Vol. 12. P. 31—38.
- Page F. The classification of «Naked» Amoebae (Phylum Rhizopoda) // Arch. Protistenkd. 1987. Bd 133. S. 199—217.
- Prowazek S., von. Zur Kenntnis der Flagellaten des Darmtrakus // Arch. Protistenkd. 1911. Bd 23. S. 96.
- Prowazek S., von. Beiträge zur Protozoen und verwandter Organismen von Sumatra (Deli) // Arch. Protistenkd. 1912. Bd 26. S. 250.
- Ucke R. Trichomonaden und Megastomen in Menschenharm // Zbl. Bacteriol. 1 Abt. Orig. 1908. Bd 4. S. 231.
- Wenyon C. M. A new flagellate (Macrostoma mesnili n. sp.) from the human intestine, with some remarks on the supposed cysts of Trichomonas // Parasitol. 1910. Vol. 3. P. 210.
- Zierdt C. H. Blastocystis hominis, an intestinal protozoan parasite of man /// Public. health. lab. 1978. Vol. 36. P. 147—161.
- Zierdt C. H. Blastocystis hominis, a longmisunderstood intestinal parasite // Parasitol. Today. 1988. Vol. 4. P. 1—17.
- Zierdt C. H., Rude W. S., Bull B. S. Protozoan characteristic of Blastocystis // Am. J. Clin. Pathol. 1967. Vol. 48. P. 495—501.
- Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
- Поступила 4.04.1994

#### TAXONOMY OF BLASTOCYSTIS

L. M. Belova, M. V. Krylov

**Key words:** taxonomy, *Blastocystis*, Protista, Rhizopoda.

#### SUMMARY

The study has been carried out on *Blastocystis galli* Belova et Kostenko, 1990. The characters as the presence of glycocalyx, plasmatic membrane, ameoboid and plasmodial organisation of the cell, pseudopodia of lobopodial type, tube christs of mitochondria, reservoirs of the Goldgi apparatus arranged in a pile, point out the belonging of *B. galli* to the reign Protista, type Rhizopoda, class Lobosea, subclass Gimnamoeba. It is proposed to rise up the taxonomy rank of the suborder Blastocystina Zierdt, 1988 to the order rank.

Вклейка к ст. Л. М. Беловой и др.

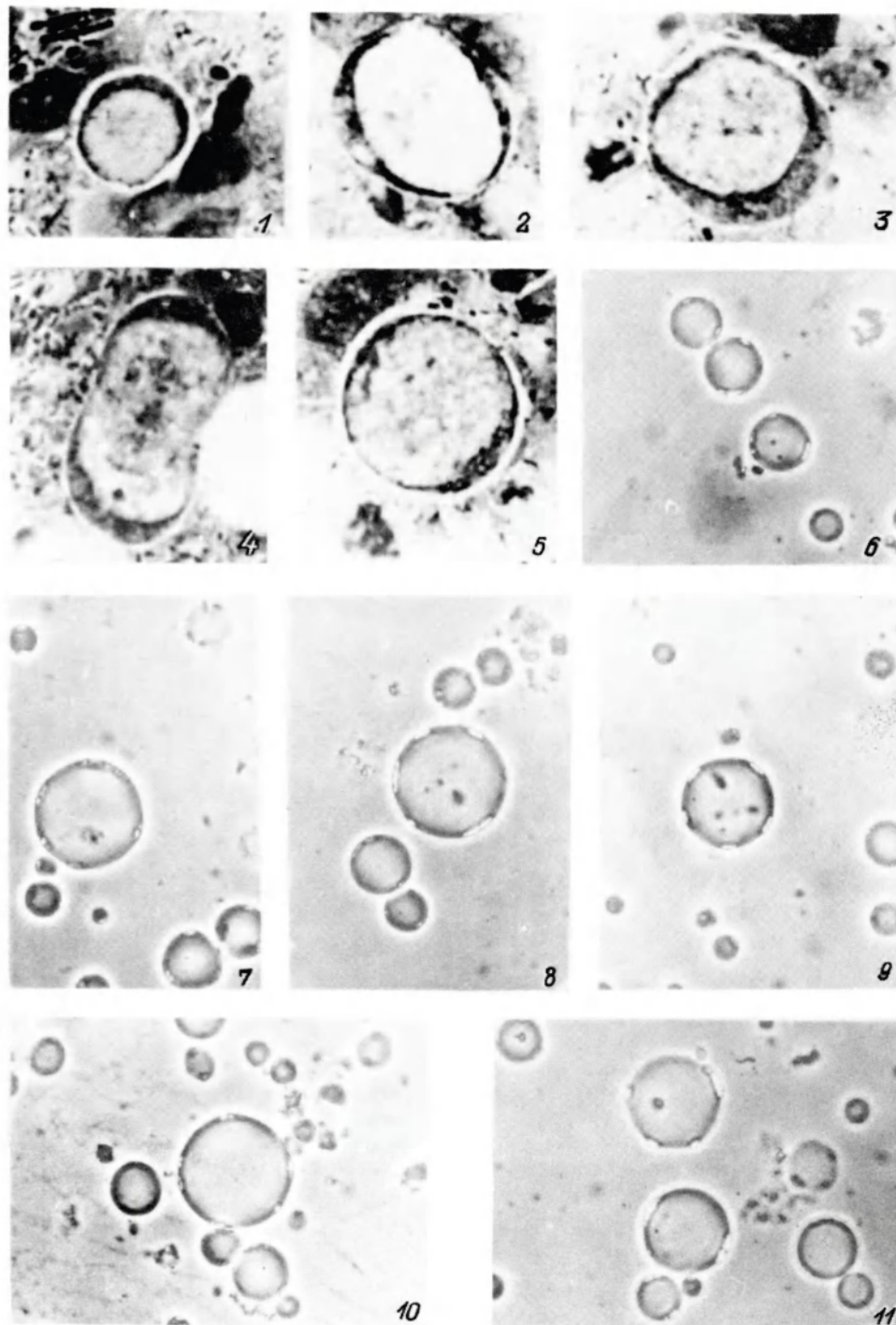


Рис. 1. *Blastocystis galli* из домашних кур (*Gallus gallus*).  
1—5 — стадии бластоцист из кишечника, окраска, по Романовскому—Гимза ( $\times 1200$ ); 6—11 — стадии бластоцист из культуры, фазовый контраст ( $\times 500$ ).

Fig. 1. *Blastocystis galli* from chicken *Gallus gallus*.

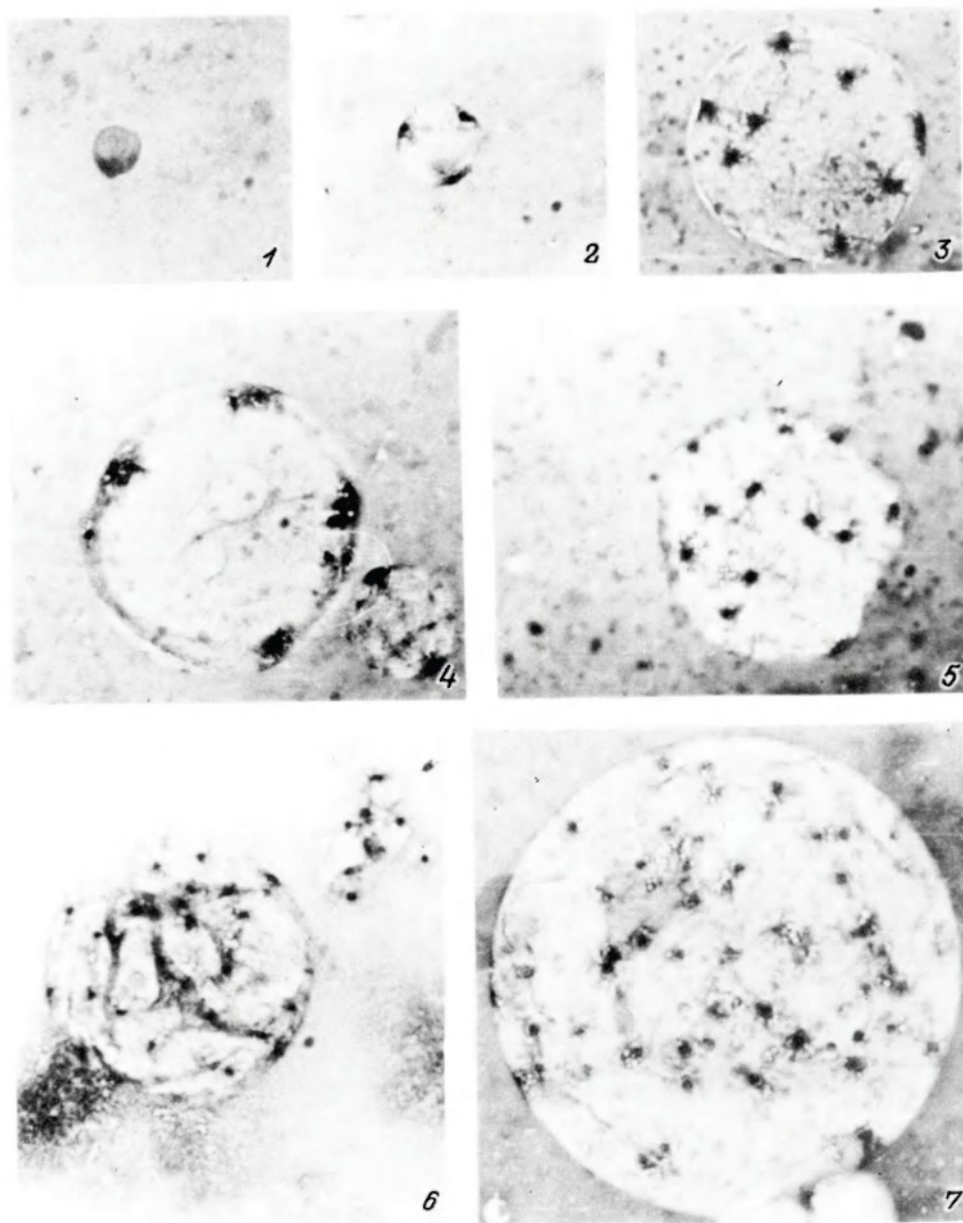


Рис. 2. *Blastocystis galli* из домашних кур (*Gallus gallus*).  
 1—7 — стадии, развивающиеся в культуре, окраска, по Романовскому—Гимза ( $\times 1400$ ).  
 Fig. 2. *Blastocystis galli* from chicken *Gallus gallus*.

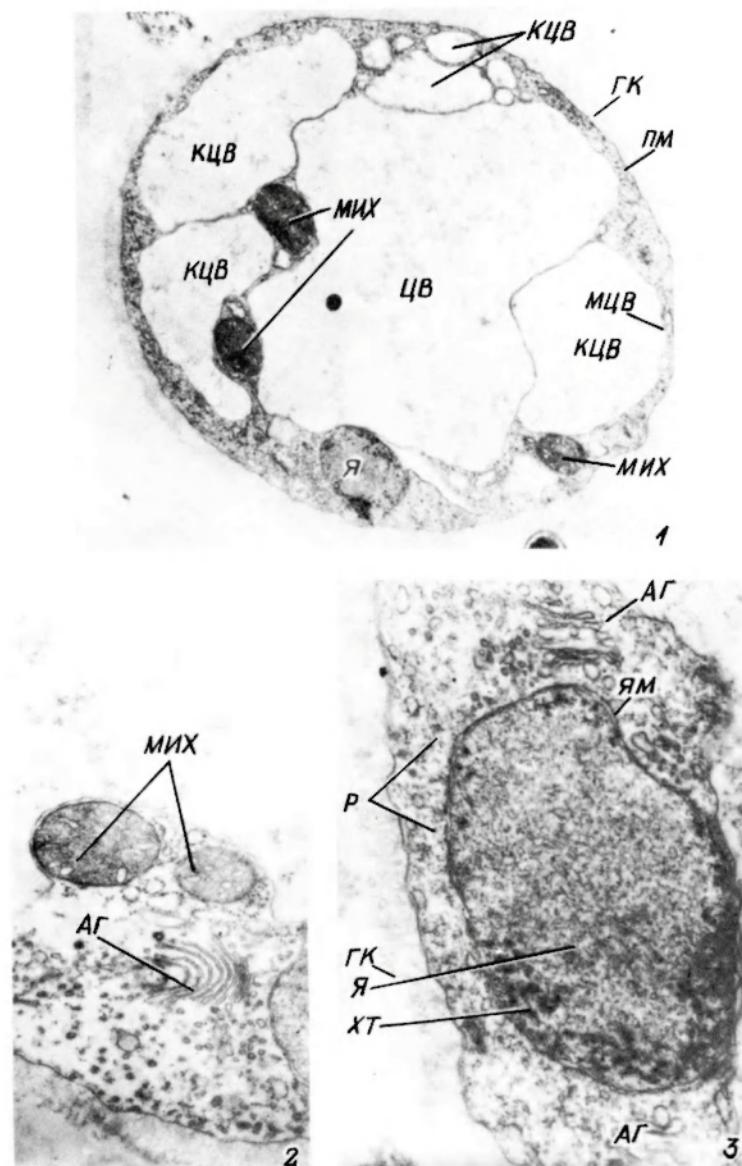


Рис. 3. Ультраструктура стадий *Blastocystis galli* из слепых отростков кишечника кур.  
 1 — общий вид клетки ( $\times 10\,000$ ); 2 ( $\times 20\,000$ ), 3 ( $\times 40\,000$ ) — фрагменты клетки. АГ — аппарат Гольджи, ГК — гликокаликс, КЦВ — компартмент центральной вакуоли, МИХ — митохондрия, МЦВ — мембрана центральной вакуоли, ПМ — плазматическая мембрана, Р — рибосомы, ХТ — хроматин, ЦВ — центральная вакуоль, Я — ядро, ЯМ — ядерная мембрана.

Fig. 3. Ultrastructure of *Blastocystis galli* stages from appendices of chicken.



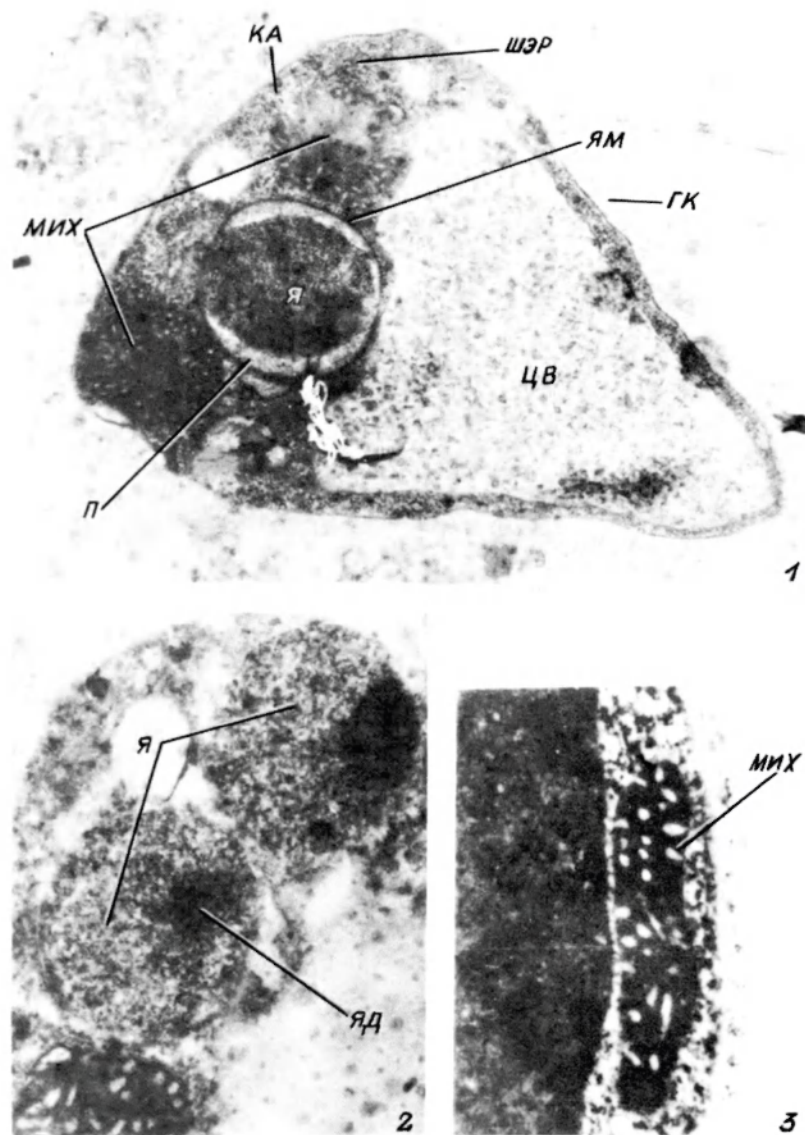


Рис. 4. Ультраструктура стадий *Blastocystis galli* и *B. hominis* из культуры.  
 1 — общий вид клетки *B. galli* ( $\times 10\,000$ ), 2 — фрагмент клетки *B. galli* ( $\times 24\,000$ ), 3 — митохондрия *B. hominis* ( $\times 25\,000$ ) (по: Zierdt, 1986). КА — карман, П — пространство между электронноплотной частью ядра и ядерной мембраной, ШЭР — шероховатый ретикулум, ЯД — ядрышко. Остальные обозначения, как на рис. 3.

Fig. 4. Ultrastructure of *Blastocystis galli* and *B. hominis* from a culture.